ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 65-82, 1976,

FRUITS FOSSILES D'*ANTROCARYON* DANS LA VALLÉE DE L'OMO (ÉTHIOPIE)

par Raymonde BONNEFILLE & René LETOUZEY

RÉSUMÉ : Des fossiles, trouvés dans les Formations de Shungura et d'Usno (env. 3 millions d'années) de la basse vallée de l'Omo (Éthiopie), peuvent être rapprochés sans difficulté des noyaux actuels d'*Antrocaryon* (Anacardiacées). Les caractéristiques morphologiques des fruits, les distributions géographiques et les particularités écologiques des 3 espèces africaines vivantes sont étudiées et les affinités des noyaux fossiles avec *Antrocaryon micraster* A. Chev. & Guill. offrent le rapprochement le plus acceptable. Ceci constitue un indice hautement valable de la présence, à l'époque considérée contemporaine de l'apparition des premiers Hominidés, d'un massif ou d'une galerie de forêt dense humide dans cette vallée. Les résultats de l'analyse des bois fossiles associés à ces noyaux d'*Antrocaryon aff. micraster* A. Chev. & Guill. ne sont pas encore connus; les restes paléontologiques contemporains (pollens, animaux, sols) fournissent déjà certaines données pouvant corroborer la situation entrevue. Quelques hypothèses sont présentées pour suivre l'évolution du paysage ancien de la vallée de l'Omo jusqu'au stade de la répartition actuelle de la forêt dense humide en Afrique orientale.

SUMMARY: Fossil fruits found in 3 million years old deposits of the Shungura and Usno Formations in Lower Omo Valley (Ethiopia) are closely related to stones of the genus *Antrocaryon* (*Anacardiaceæ*). Morphological features of the fruits and the geographic distribution and ecology of the three living African species are described. The fossil fruits show greatest affinities with *Antrocaryon micraster* A. Chev. & Guill. This is strongly indicative of the occurrence of a tropical rain forest area or gallery of this forest type in the lower Omo valley at that period. Silicified wood associated with these *Antrocaryon aff. micraster* fruits have not been yet studied but paleontological remains (pollen, animals and paleosols) lead to similar conclusions. Different hypothesises are presented to follow the evolution of the landscape in the Lower Omo valley from that old time until the today geographical position of the tropical rain forest in Western Africa.

***

Le site paléontologique de la basse vallée de l'Omo (Éthiopie), situé à 400 m d'altitude et 5° N-36° E, était connu pour ses fossiles de vertébrés (R. DU BOURG DE BOZAS, 1903; C. ARAMBOURG, 1947). Sa célébrité récente est due à la découverte des restes d'Hominidés (F. C. HOWELL & Y. COPPENS, 1974). Durant plusieurs années, de 1967 à 1973, des missions multidisciplinaires internationales ont entrepris l'étude approfondie des formations sédimentaires de cette région (Y. COPPENS, F. C. HOWELL, G. ISAAC & R. LEAKEY, 1975). Ces formations constituent une succession stratigraphique continue, accompagnée de très nombreuses datations K/Ar, d'une

Source : MNHN, Paris

échelle paléomagnétique complète, d'assemblages fauniques détaillés qui couvrent une période allant de 4 à 0,9 millions d'années (F. H. BROWN, 1975; R. T. SHUEY, F. H. BROWN & M. K. CROES, 1974).

1. — SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE (Pl. 2).

A l'exception du spécimen B. 494 (voir liste des spécimens récoltés en Annexe, *in fine*), tous les fruits fossiles proviennent de la Formation de Shungura, dans la région type à l'Ouest de la rivière Omo. Ils ont été collectés sur le revers d'une cuesta délimitée par le tuf A, tuf le plus ancien de la séquence sédimentaire, au point P. 64, encore désigné Omo 127, de la carte des localités établie par J. DE HEINZELIN. Ils proviennent tous du même niveau fossilifère, sable consolidé ou « grit » d'environ 50 cm d'épaisseur qui recouvre immédiatement le tuf A (fig. 1). Stratigraphiquement bien défini, ce niveau correspond à la première unité sédimentaire du membre A, désignée A-1-1 (J. DE HEINZELIN & P. HAESAERTS, 1975). Le membre A, d'environ 30 m d'épaisseur, est divisé en 4 unités sédimentaires. Il est encadré à la base par le tuf A non daté car il ne contient ni ponces, ni feldspath, et le tuf B dont la datation interpolée est d'environ 2,95 millions d'années. Sur la base des confrontations entre les datations K/Ar, l'échelle paléomagnétique, les analyses de la faune, les documents stratigraphiques et l'épaisseur des sédiments, l'âge des fruits fossiles est d'environ 3 millions d'années (d'après F. H. BROWN, 1975; R. T. SHUEY & Coll., 1974; J. DE HEINZELIN, sous presse).

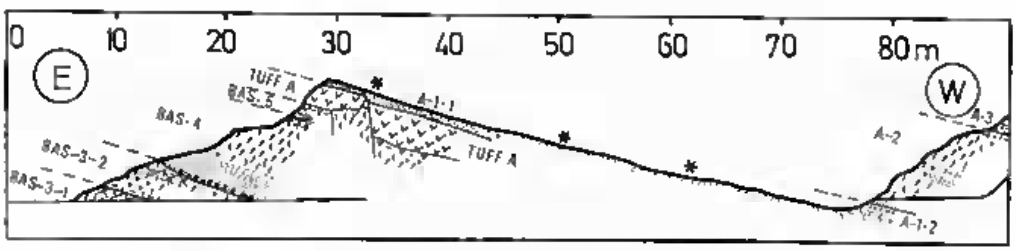
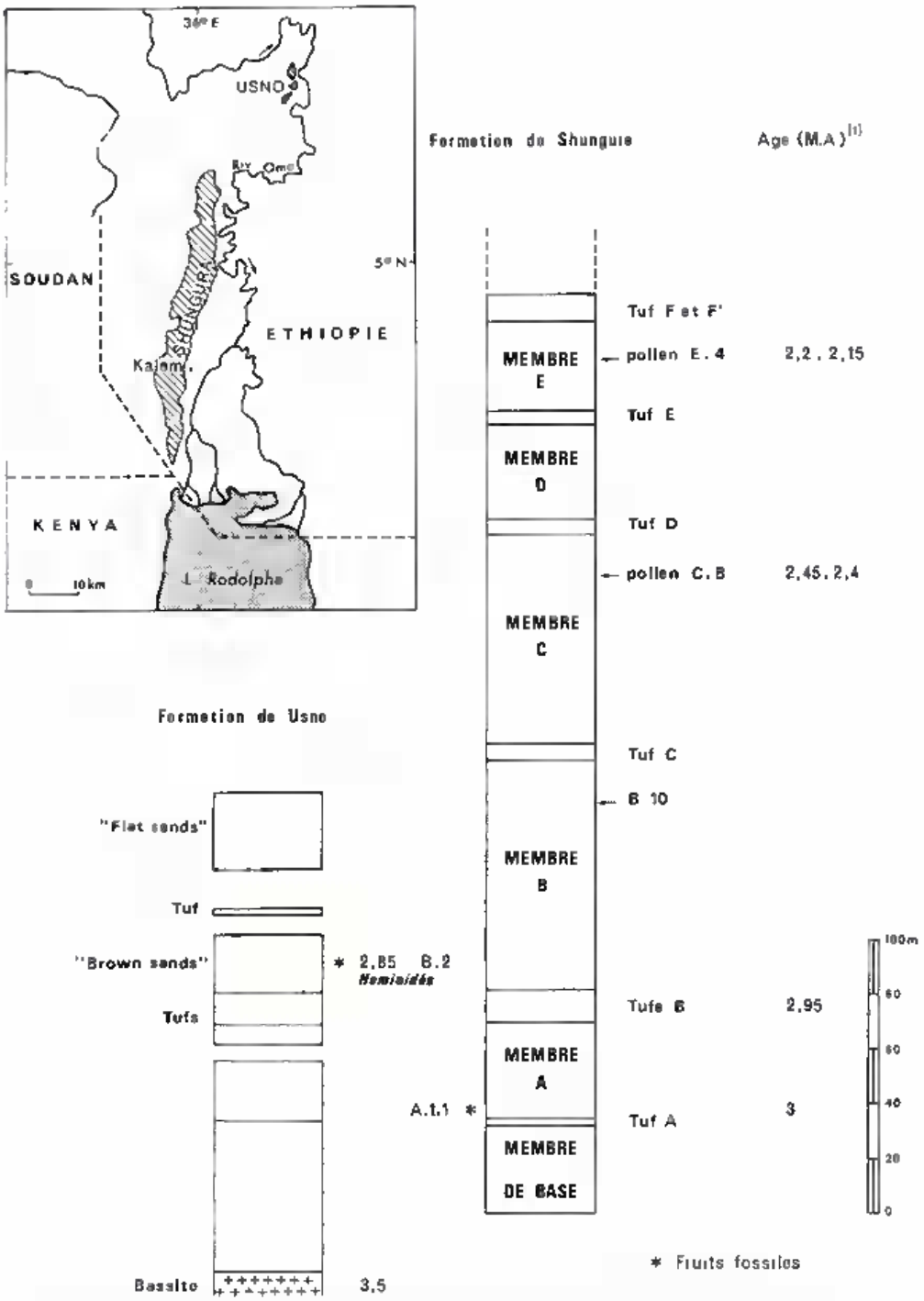


FIG. 1. — Position stratigraphique des fruits fossiles de la Formation de Shungura (d'après J. DE HEINZELIN & P. HAESAERTS).

Le spécimen B. 494, le mieux conservé de tous, provient des sables fossilifères de Brown Sands, qui appartiennent à la Formation d'Usno, située à une vingtaine de kilomètres au nord de la précédente, 5° 20′ N-36° 12′ E. Ces dépôts ont été corrélés stratigraphiquement avec la partie inférieure du membre B de la Formation de Shungura, plus exactement avec l'unité B-2 (J. DE HEINZELIN & P. HAESAERTS, comm. orale). Ce spécimen est donc légèrement plus récent que les précédents, une période d'environ 150 000 à 100 000 ans séparant les deux niveaux A-1-1 et B-2. Il convient de souligner qu'aucun autre spécimen de fruits fossiles semblable à ceux-ci n'a été trouvé dans les couches déposées ultérieurement. Ceci en

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — Situation géographique et stratigraphique des Formations de Shungura et d'Usno (Ethiopie). — Datations indiquées interpolées d'après R. T. Shuey & coll., 1974; F. H. Brown, 1975 et J. de Heinzelin, 1975.

Source : MNHN, Paris

dépit de la prospection intensive qui a été effectuée durant plusieurs années par des équipes nombreuses dont le but était la collecte de fossiles de toutes sortes. Leur présence semble donc bien caractériser les dépôts les plus anciens d'environ 3 millions d'années des Formations de Shungura et d'Usno.

La situation des fruits fossiles dans les dépôts sédimentaires ne semble pas indiquer un transport sur de très longues distances. Il est vraisemblable d'admettre qu'ils ont appartenu à une végétation assez proche du lieu de sédimentation.

2. — DESCRIPTION DES FOSSILES[1].

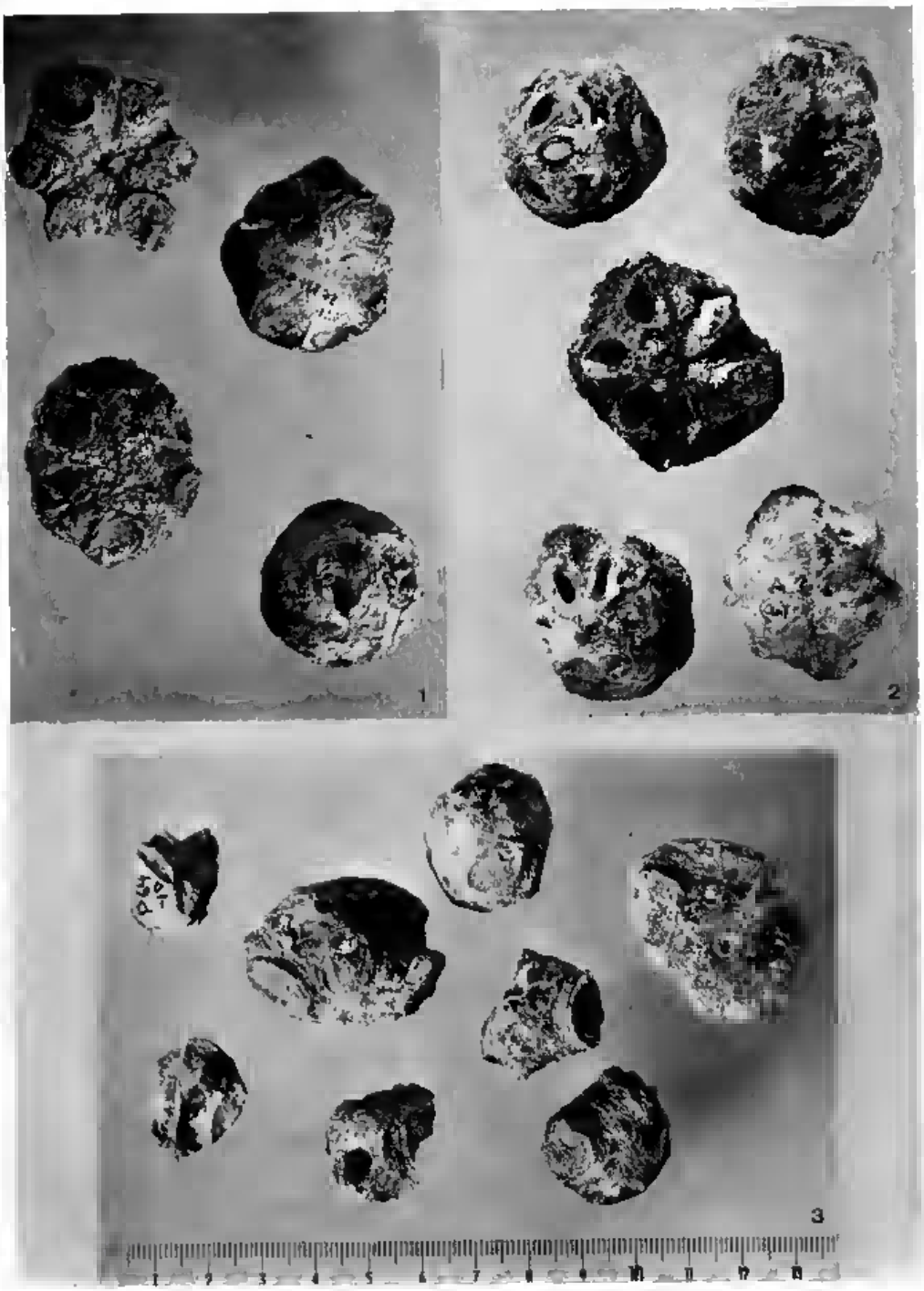
Les fossiles recueillis dans la Formation de Shungura (Pl. 3), superficiellement altérés, parfois cassés, sont de forme générale soit ellipsoïde, soit subglobuleuse. L'échantillon B. 494 de la Formation d'Usno (Pl. 4 : *4, 5, 6*), le mieux conservé, légèrement déprimé à la face inférieure, mesure 36 (grand axe horizontal) × 32 (petit axe horizontal) × 26 (axe vertical) mm, avec 6 cavités subrayonnantes, ouvertes à la partie supérieure où elles sont entourées chacune d'un léger bourrelet ovale (14-15 × 10-11 mm); ces cavités sont fermées à la partie inférieure; l'érosion a cependant fait disparaître des portions de cloison interne entre cavités et deux de celles-ci sont également ouvertes à la partie inférieure, au milieu du léger mamelon qui ferme normalement chacune d'elles. Une coupe verticale suivant le grand axe de l'échantillon P. 64-73a (Pl. 4, *7*), analogue au précédent, montre ces mêmes cavités garnies d'un remplissage minéralisé; elles sont verticalement allongées, un peu courbées et s'évasent au sommet vers l'extérieur, en direction du bourrelet mentionné ci-dessus; leur largeur, vers la mi-hauteur dans ce plan axial, est de 10-11 mm et leur hauteur de 20-21 mm.

Un troisième échantillon assez bien conservé (Omo 127-72-127) est analogue aux précédents; de même un autre spécimen en moins bon état (Omo 127-72-125); celui-ci présente une loge plus petite que les cinq autres et tangentiellement comprimée; la coupe transversale de l'échantillon P. 64-73b (fig. 4, *8*) offre une remarquable sixième loge avortée (v); ces deux derniers échantillons pourraient être considérés comme formant transition avec l'échantillon Omo 127-72-126 dont la forme extérieure est difficile à définir, car trop érodée, mais qui ne contient plus que 5 loges au lieu de 6.

Cette pentamérisation devient évidente sur des fossiles sans doute plus globuleux atteignant au moins 32 mm de diamètre là où il est possible, compte tenu de l'état de conservation des spécimens, de mesurer celui-ci, par exemple sur l'échantillon P. 64-19a. La coupe subtransversale de cet échantillon (Pl. 4, *9*) semble présenter un seul plan vertical de symétrie et 2 loges postérieures (p) paraissent plus petites que les autres, l'antérieure (a), en volume et non plus en coupe, pouvant être appréciée comme

1. Voir en Annexe la liste des spécimens récoltés.

Source : MNHN, Paris



Pl 3. — Fossiles de la Formation de Shungura.

Source : MNHN, Paris

un peu plus vaste; ces 5 loges se retrouvent sur l'échantillon P. 64-73e (Pl. 4, *10*) et leurs dimensions, sur coupe subtransversale, est au maximum de 12 × 7 mm. Ces coupes transversales montrent que les cavités sont garnies intérieurement d'une pellicule minéralisée différenciée, détachée même par endroits de la paroi; d'autre part, entre les cavités, la minéralisation apparaît nettement irréguliére, en plages enchevêtrées, faisant penser à une structure lacuneuse au départ.

Le dernier fossile analysé, P. 64-73i (Pl. 4, *11*), n'est qu'un fragment, manifestement à 5 loges mais présentant la cassure d'une cavité minéralisée; cette cavité verticale, légèrement courbée et évasée vers le haut comme ci-dessus, mesure encore 10 mm de largeur à mi-hauteur et 20 mm de hauteur environ.

3. — ESSAI D'IDENTIFICATION DES FOSSILES.

Les fossiles en cause peuvent sans difficulté être rapprochés des caractéristiques noyaux lignifiés contenant des cavités séminales de plusieurs genres d'Anacardiacées actuelles[1]. Les fruits de ces Anacardiacées sont des drupes dont le noyau est entouré d'une pulpe charnue; les cavités séminales sont dans certains genres fermées à leur partie supérieure par des opercules peu lignifiés qui disparaissent lors de la germination, la radicule de la graine sortant par ces orifices. Le nombre de cavités par noyau n'est pas absolument constant et caractéristique pour chaque genre ou chaque espèce et, de même, le nombre de pièces florales chez diverses Anacardiacées peut être par exemple de 4 ou 5 indifféremment pour les fruits d'une même espèce, voire d'un même individu, ou être de 5 et parfois de 6, encore pour une même espèce ou un même individu.

La grosseur du fruit d'une part et d'autre part la relation entre sa hauteur et son diamètre (ou ses diamètres), de même la taille et la forme des graines, constituent des éléments guides dans les identifications de genres et d'espèces au sein des Anacardiacées à partir d'éléments paléontologiques tels que ceux recueillis.

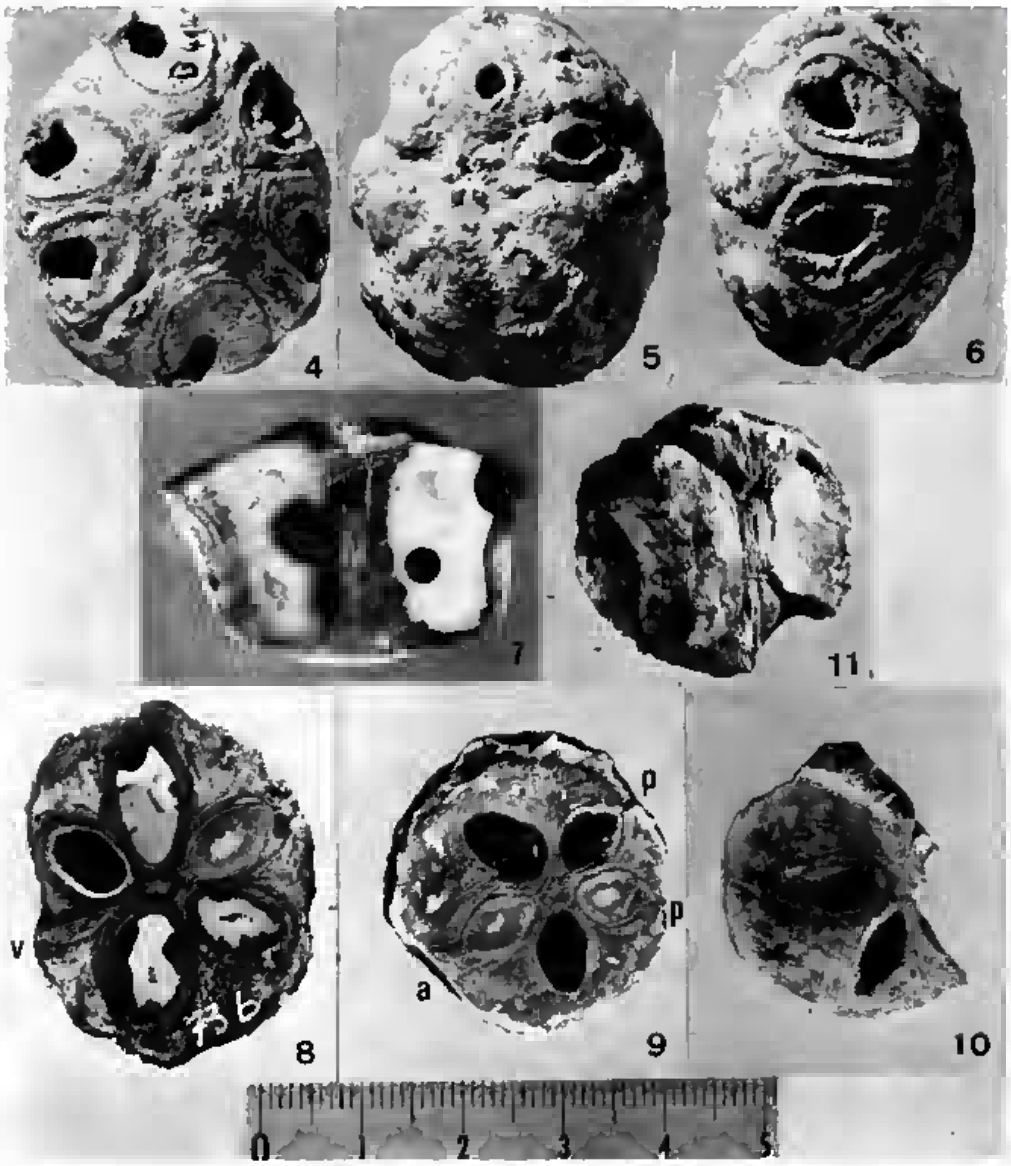
Les observations ci-dessus ménent, semble-t-il, à la conclusion que les fossiles décrits — qu'ils soient à 5 loges ou à 6 loges, et trouvés de plus en mélange dans le même gisement — ne représentent qu'une seule espèce.

Le rapprochement le plus valable avec des Anacardiacées peut alors être recherché auprés du genre *Antrocaryon* représenté par 4 espèces actuelles et 1 espèce fossile du Miocène. Forme et dimensions du noyau des fruits de la plupart de ces espèces, présence caractéristique de porosités entre les cavités séminales pour ce genre, courbure de la graine, conduisent à

1. A la suite d'une première détermination, J. C. Koeniguer (Laboratoire de paléobotanique, Université Paris VI) avait conclu à une Anacardiacée pour les noyaux fossiles, d'après les graines de quelques espèces de cette famille qui ont été décrites dans l'Éocène des argiles de Londres (E. M. Reid & M. E. J. Chandler, The London clay flora, 1933, pl. 13; M. E. J. Chandler, The lower Tertiary floras of Southern England, 1961, pl. 21).

Source : MNHN, Paris

une quasi-certitude quant à l'appartenance au genre *Antrocaryon* des fossiles étudiés. Normalement, les noyaux comportent 5 loges, mais des noyaux à 6 loges ont été signalés dans le cas d'une espèce actuelle.



Pl. 4. — Fossile B. 494 de la Formation d'Usno : **4, 5, 6,** faces supérieure, inférieure et latérale. — Fossiles de la Formation de Shungura : **7,** coupe verticale du fossile P. 64-73a; **8, 9, 10,** coupes transversales des fossiles P. 64-73 b, P. 64-19 a et P. 64-13 e; **11,** coupe verticale du fossile P. 64-73 i.

Le tableau ci-après fournit la nomenclature des espèces, les caractéristiques de leur noyau (diamètre (s) et hauteur en mm), quelques particularités propres à certains d'entre eux, enfin la distribution schématique de ces espèces.

Source : MNHN, Paris

ANTROCARYON Pierre, 1898
= « *Clozella* » Courtet, *nom. nud.*, 1910
= *Clozelia* A. Chev., *nom. nud.*, 1912

A. klaineanum Pierre, 1898. = *A. soyauxii* Engl. *nom. nud.*, 1900. = *Spondias soyauxii* Engl., 1905. = *A. soyauxii* (Engl.) Engl., 1921 (cf. R. B. Fernandes, 1975). = *A. schorkopfii* Engl., 1921 (*fide* R. Letouzey, 1976; cf. R. B. Fernandes, 1975).	∅ 20-25 H 12-15 Petit noyau lenticulaire, lobulé, avec 5(-6) loges subégales. Afrique centrale occidentale, cf. fig. 2.
A. micraster A. Chev. & Guillaumin, 1912. = « *Clozella* » sp. Courtet *nom. nud.*, 1910. = *A. polyneurum* Mildbr. ex Kennedy, 1936.	∅ 33-44 H 30 Gros noyau subsphérique, légèrement comprimé latéralement, avec 5 loges inégales. Afrique occidentale et orientale tropicales, cf. fig. 2.
A. nannanii De Wild., 1926. = *A. brieyi* De Wild., 1926.	∅ 29-41 H 34-45 Gros noyau verticalement ± obovoïde, un peu comprimé latéralement, avec 1 grande loge et 4 petites. Afrique centrale, cf. fig. 2.
A. amazonicum (Ducke) Burtt & Hill, 1937. = *Pouportia amazonica* Ducke, 1922.	∅ 35 H 20 Gros noyau biconvexe, avec 5 loges subégales séparées par 5 grands méats. Brésil, près Belém.
A. pulchrum Chesters, 1957.	∅ 15 H 13 Petit noyau subsphérique, avec 5 loges subégales. *Miocène*. Ile Rusinga, lac Victoria (Kenya), cf. fig. 2.

Ce tableau montre que, par les dimensions et les caractéristiques de son noyau, l'espèce fossile de l'Omo peut être comparée aux 3 espèces africaines actuelles et plus particulièrement à *A. micraster*. Sont à exclure les rapprochements avec *A. amazonicum*, caractérisée par 5 grands méats

Source : MNHN, Paris

entre les cavités séminales, malgré un noyau de taille analogue, et avec *A. pulchrum* dont le noyau est de relativement petite taille, rappelant d'ailleurs ceux du genre voisin *Poupartia*.

4. — PHYTOGÉOGRAPHIE DES TROIS ESPÈCES AFRICAINES ACTUELLES D'*ANTROCARYON*.

Les 3 espèces africaines actuelles sont des arbres de grande forêt dense humide, ni excessivement rares, ni fréquents en général; ils peuvent encore se rencontrer dans les galeries forestières prolongeant les massifs forestiers en zone de savanes périforestières mais sont inconnus dans les tapis herbeux de savane. Les jeunes tiges d'*Antrocaryon* s'installent de préférence dans les endroits tant soit peu clairiérés de la forêt et, bien que supportant difficilement la concurrence, elles arrivent à s'intégrer au développement de la végétation forestière environnante et se retrouvent ainsi dans des massifs forestiers âgés, sous forme de vieux arbres très dispersés, ne dépassant guère 1,20 m de diamètre cependant.

La distinction entre les 3 espèces, arbres au port très similaire, repose pour une très faible part sur des détails floraux peu précis et secondaires, d'une manière plus évidente sur des caractères foliaires : 10-15 paires de nervures latérales pour chaque foliole dans le cas d'*A. klaineanum*, mais 20-30 paires aussi bien pour *A. micraster* que pour *A. nannanii*, la distinction par les feuilles entre ces 2 espèces paraissant impossible; de même leurs fruits charnus subsphériques, de 4-5 cm de diamètre, sont peu distincts, alors que celui d'*A. klaineanum* est beaucoup plus petit (2-3 cm de diamètre). Par contre les noyaux[1] fournissent, comme le montre le tableau ci-dessus, de bien meilleurs caractères de différenciation entre les 3 espèces.

Les échantillons authentiquement identifiés des Herbiers de Paris, Kew, Bruxelles[2], ainsi que les citations bibliographiques[3] ou les observations sur le terrain[4] de matériel appartenant incontestablement à l'une

1. Pour éviter toute confusion est employé ici le terme « noyau » de préférence à « endocarpe ». A. W. Hill (The method of germination of seeds enclosed in a stong endocarp II, Annals of Botany, ser. nov., 1 : 249, 1937) admet en effet que le mésocarpe du fruit d'*Antrocaryon* se compose d'une partie externe charnue et d'une partie interne fibreuse et lacuneuse, cette dernière englobant et agglomérant 5 endocarpes lignifiés véritables, soudés seulement vers leur base.

2. Nous tenons à remercier ici MM. Forman de Kew et Taton de Bruxelles qui ont procédé pour nous à la localisation des échantillons en cause.

3. Eggeling, W. J. — Indig. trees Uganda protect., ed. 2 : 5 (1954).
Keay, R. W. J. — Flora West Tropical Africa, ed. 2, 1 (2) : 728 (1958).
Aubréville, A. — Fl. for. Côte d'Ivoire, ed. 2, 2 : 208 (1959).
Taylor, C. J. — Synecol. silvic. Ghana : 81-83 (1960).
Van der Veken, P. — Flore Congo Belge 9 (*Anacardiaceæ*) : 63-67 (1960).
De Saint-Aubin, G. — Forêt Gabon : 186 (1963).
Keay, R. W. J., Onochie, C. F. A. & Stanfield, D. P. — Niger trees 2 : 324 (1964).
Bouquet, A. — Félich. médec. tradit. Congo (Brazzaville) : 54 (1969).
Fernandes, R. B. — Estudos nas *Anacardiaceæ* africanas. VIII, O género *Antrocaryon* Pierre em Angola. Garcia de Orta, ser. Botanica 2 (2) : 107-110 (1975); Rev. Junta Investig. cientif. Ultramar, Lisboa.

4. R. Letouzey, Cameroun, 1959 à 1975.

Source : MNHN, Paris

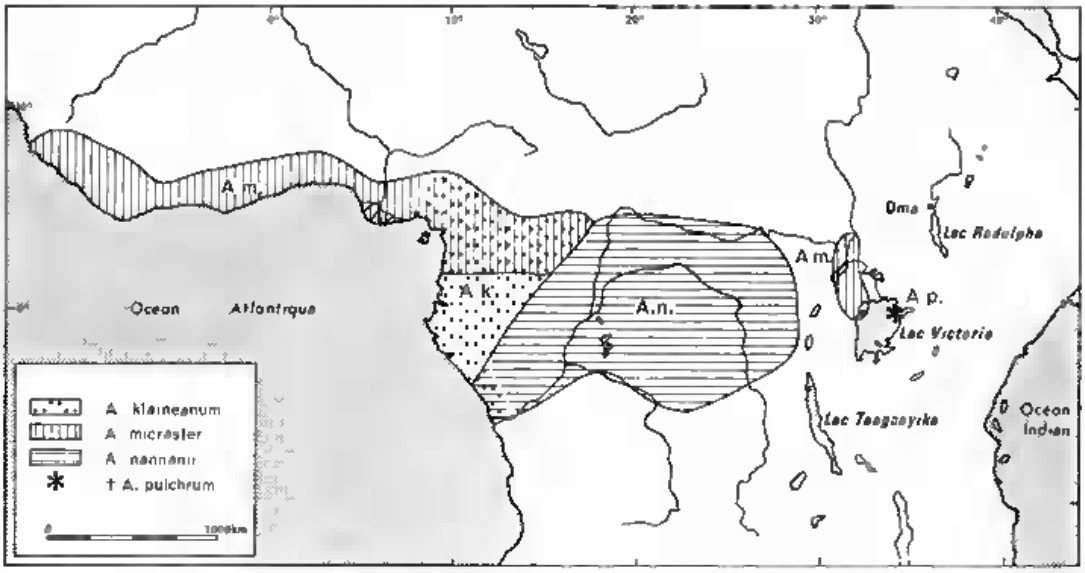


FIG. 5. — Carte de répartition des espèces africaines d'*Antrocaryon*.

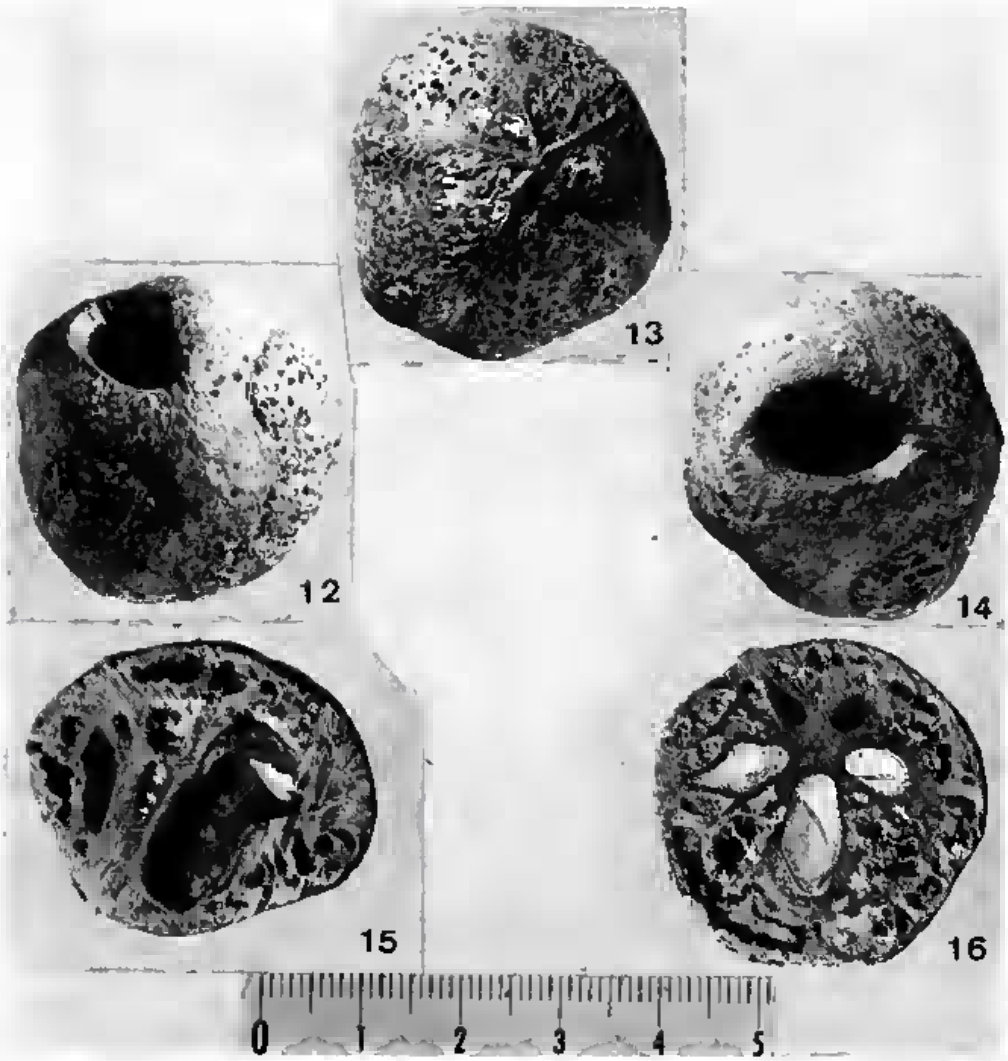
ou l'autre des espèces, ont permis de dresser la carte ci-jointe (fig. 5) des aires de répartition.

A. micraster s'étend en bande parallèle à l'équateur, de la Guinée et de la Sierra Leone au Sud-Ouest forestier de la République centrafricaine; son existence dans le Nord du Zaïre n'est pas reconnue mais elle est présente en Ouganda (forêts de Mabira, Budongo et Zoka, considérées bien souvent comme des forêts relictuelles). Cette espèce semble faire partie des forêts denses humides les moins humides (forêts semi-décidues) mais, au Cameroun en particulier, de même au Ghana et en Côte d'Ivoire, elle se retrouve au sein des forêts nettement humides, sans doute à la faveur de défrichements, tout comme d'autres éléments colonisateurs de la forêt semi-décidue actuellement envahissante, ce qui explique l'extension latitudinale de son aire dans ces territoires.

A. klaineanum est une espèce localisée dans l'angle congo-guinéen de l'Afrique et son aire couvre le Sud-Est du Nigeria, Fernando Po, le Cameroun méridional, le Sud-Ouest forestier de la République centrafricaine, le Gabon tout au moins septentrional et occidental, le Mayombe en République du Congo, le Cabinda (? *fide* R. B. FERNANDES, 1975) et le Mayumbe zaïrois. Elle se localise en principe dans des types de forêts denses assez nettement humides mais, à l'inverse d'*A. micraster*, elle se retrouve aussi dans les zones de forêts semi-décidues, camerounaises ou autres.

A. nannanii possède une aire couvrant une grande partie du bassin hydrographique zaïrois, en y incluant au Sud-Ouest une portion de la République du Congo et le Cabinda; cette aire s'étend sur le Kasai et sur tout le district forestier central presque jusqu'aux limites orientales et septentrionales du Zaïre. Vers l'Ouest, cette espèce atteint peut-être le

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — Noyau d'**Antrocaryon micrastèr** : **12, 13, 14,** faces supérieure, inférieure et latérale; **15, 16,** coupes verticale et transversale.

Gabon et, d'une manière certaine, le Nord de la Rèpublique du Congo et le Sud-Ouest forestier de la Rèpublique centrafricaine, zone où, en dèfinitive, cohabitent les 3 espèces.

Il y a lieu de signaler que les bois fournis par ces 3 *Antrocaryon* prèsentent un certain intèrêt èconomique, que les graines peuvent fournir de l'huile bien que leur extraction soit difficile, qu'enfin la pulpe des fruits, acidulèe et parfumèe, est comestible, apprècièe et bien connue des populations locales, dans toute l'aire du genre. Les Primates consomment également ces fruits et A. Hladik (*in* C. M. Hladik, 1973) a pu observer leur présence dans des contenus stomacaux au Gabon; soulignons, au passage, que le noyau fossile B. 494 de la Formation d'Usno, localisè dans les Brown Sands, se trouve contemporain des premiers restes d'Hominidés

Source : MNHN, Paris

de la vallée de l'Omo. Que les fruits soient consommés par l'homme ou par les primates, c'est sur place que leurs noyaux se retrouvent, disséminés à terre sous la cime de l'arbre producteur et souvent leur densité y est assez importante; elle n'atteint cependant pas la concentration des noyaux de diverses espèces forestières, recherchées pour leurs graines oléagineuses ou comestibles et rassemblées çà et là en tas par les Africains, dans la forêt; ainsi en va-t-il pour *Caula edulis*, *Irvingia gabonensis*, *Panda oleosa*, *Poga oleosa*...

5. — AFFINITÉS AVEC *ANTROCARYON MICRASTER*.

Comme signalé ci-dessus, le rapprochement possible de l'espèce fossile de l'Omo avec *A. micraster* paraît assez attirant et se trouve confirmé si l'on consulte les figures 12 à 16 de la Pl. 6 d'un noyau de Côte d'Ivoire, analogue à d'autres provenant de diverses régions, pour lequel une seule graine s'est développée, laissant une ouverture sur la face supérieure (Pl. 6, *12*, *13*). Ce noyau, à peine érodé, mesure 34 (grand axe horizontal) × 34 (petit axe horizontal) × 31 (axe vertical) mm; sur la coupe longitudinale (Pl. 6, *15*) se retrouve la cavité verticale, légèrement courbée et évasée vers le haut, atteignant 8 mm de largeur à mi-hauteur et 18 mm de hauteur environ; sur la coupe transversale (Pl. 6, *16*) apparaissent les 5 loges inégales qui ne dépassent pas 12 × 6 mm.

La présence conjointe de noyaux fossiles à 5 et à 6 loges dans le même gisement, ainsi que la forme nettement ellipsoïde de certains noyaux à 6 loges (B. 494 en particulier), laissent planer un doute sur l'identité absolue de l'espèce fossile en cause avec *A. micraster*. La première est-elle un archétype de la seconde? Ou bien s'agit-il de deux « espèces », très proches parentes, dont l'une se serait éteinte sur place? Il est donc prudent, en attendant que des jalons se plaçant entre 3 millions d'années et aujourd'hui soient découverts, de désigner l'espèce fossile sous l'indicatif « *Antrocaryon aff. micraster* A. Chev. & Guill. ».

Bien que le véritable *Antrocaryon micraster* soit, tout comme les 2 autres espèces africaines actuelles, un arbre de forêt dense humide ou de galerie forestière, on ne peut en conclure d'une manière certaine que l'espèce fossile possédait la même caractéristique; les couples formés par une espèce de forêt dense humide et une espèce similaire de savane voisine, périforestière, sont aujourd'hui suffisamment connus et fréquents pour qu'une certaine prudence soit ici nécessaire. Encore faut-il faire remarquer que l'on ne connaît pas le déterminisme, écologique et génétique, aboutissant à la différenciation des deux « espèces » d'un couple; de plus, si l'on constate la présence actuelle de couples écophylétiques, rien ne permet jusqu'ici d'établir l'existence de tels couples, à l'aide des seuls documents paléontologiques fragmentaires que l'on connaisse, hors du temps présent; une autre question non encore résolue est d'ailleurs celle de l'ancienneté des couples actuels.

L'allure des sédiments contenant ces noyaux d'*A. aff. micraster*, aussi

Source : MNHN, Paris

bien pour la Formation de Shungura que pour celle d'Usno, ne permet pas de conclure que ces noyaux proviennent de très loin; toutefois, le transport et l'entraînement par le fleuve ont pu être responsables de la relative densité des noyaux sur le site de la localité P. 64 de la Formation de Shungura.

6. — RESTES PALÉONTOLOGIQUES CONTEMPORAINS.

a) PALÉOFLORE

Des bois flottés sont connus dans de nombreux niveaux de toute la séquence sédimentaire. Ils étaient particulièrement abondants dans le même niveau que les fruits fossiles. Leur détermination fait actuellement l'objet des travaux de R. Deschamps & J. C. Koeniguer.

Malgré le traitement de nombreux échantillons, il n'a pas été possible de mettre en évidence des pollens fossiles préservés dans les sédiments du membre de base et du membre A. La conservation des pollens en milieu tropical est un phénomène tout à fait exceptionnel. Les émersions successives qu'ont dû subir ces dépôts fluviaux ou deltaïques dans la plaine alluviale par suite des migrations des méandres de la rivière ont constitué des conditions tout à fait défavorables. Des recherches sont actuellement en cours, qui permettront peut-être de mettre en évidence des pollens dans les séries inférieures de la Formation de Shungura.

Les indications palynologiques les plus anciennes obtenues jusqu'à présent correspondent au niveau B-10 (2,9 millions d'années, R. Bonnefille, 1972), donc plus récent que les niveaux A-1-1 et B-2 qui contiennent les fruits d'*Antrocaryon*. Dans le niveau B-10, les seuls pollens d'arbres repérés sont *Podocarpus* et *Juniperus*, espèces fréquentes actuellement dans les forêts d'altitude à 2 000-2 500 m. Leur pourcentage parmi les pollens fossiles est nettement supérieur à ceux enregistrés dans les analyses polliniques d'échantillons de surface actuelle du pourtour du lac Rodolphe (R. Bonnefille, A. Vincens, études en cours). Cependant, il faut considérer que les pollens de *Podocarpus*, facilement transportés, provenaient d'une forêt non située à l'endroit du gisement, mais sur les versants des montagnes de l'Éthiopie.

Pour la période située entre 2,45 et 2,15 millions d'années, qui correspond au dépôt des sédiments des unités C-8 et E-4, les informations palynologiques sont beaucoup plus complètes. A 2,45 millions d'années, la végétation locale est celle d'une steppe boisée où sont représentés *Capparidaceæ*, *Acacia* et *Commiphora*. Les spectres polliniques de deux unités stratigraphiquement très proches, C-8 et C-9, contiennent plus de 12 taxons forestiers des forêts de montagne actuelles d'Éthiopie, deux d'entre eux (*Sapotaceæ* ind. et *Macaranga*) appartenant plus spécialement aux forêts humides. Leur relative abondance, 20 % du total des pollens comptés dans le spectre C-8, témoigne de l'existence de massifs forestiers à des distances de quelques dizaines de kilomètres. Les pourcentages des pollens d'espèces forestières de montagne diminuent rapidement, 10 % environ dans le

Source : MNHN, Paris

spectre C-9, pour atteindre une valeur minimum de 1,7 % dans le spectre de E-4. Les valeurs de l'ordre de 1 % sont celles que l'on enregistre dans les dépôts de plage actuelle du lac Rodolphe ou des rivières de la bordure Est du lac, sous climat subdésertique. Une tendance à l'aridité est donc très nettement enregistrée dans le spectre de E-4, daté de 2,2 à 2,15 millions d'années (R. BONNEFILLE, 1975).

b) PALÉOFAUNE

Étant donné la faible extension des affleurements du membre A dans la région type de la Formation de Shungura, la liste faunique des fossiles repérés dans le membre A ne donne qu'une image approximative de la faune qui a vécu à cette époque. Des fossiles plus nombreux proviennent de la Formation d'Usno et complétent cet ensemble. Il ne convient pas de donner ici la liste systématique complète et détaillée que l'on trouvera dans les articles de Y. COPPENS & F. C. HOWELL (1975) et la monographie de J. DE HEINZELIN (sous presse). Nous rappelons seulement que sont connus, pour cette période de 3 millions d'années, des éléphants *Loxodonta adaurora*, *Elephas recki*, *Deinotherium bozasi*, un Équidé *Stylohipparion sp.*, des Bovidés, un Hippopotame indéterminé, plusieurs Suidés (*Nyanzachœrus pattersoni*, *Notochœrus euilus*, *Mesochœrus limnetes*), une Girafe (*Giraffa gracilis*), des Simiens (genres *Colobus* et *Theropithecus*).

Des changements dans la composition des associations fauniques sont enregistrés, pour de nombreux groupes de Mammifères, au cours des dépôts de la Formation de Shungura. Les paléontologues spécialistes ont évoqué diverses conclusions paléoécologiques au sujet de ces modifications. Leur interprétation est délicate et doit tenir compte de nombreux facteurs tels que les conditions de préservation des fossiles, les modalités de l'échantillonnage, l'adaptation possible des animaux à des microclimats très localisés, l'évolution des espèces, l'absence de renseignements quant à l'écologie des espèces aujourd'hui disparues, etc. Toutefois, de nombreux faits plaident en faveur de l'existence d'une végétation à caractère boisé dans les séries inférieures de la Formation de Shungura. Par contre, l'ensemble de la faune, au-dessus des membres E et F correspond davantage à celle des savanes herbeuses (Y. COPPENS, 1975). Nous pouvons citer à titre d'exemples quelques-uns des arguments concernant les Bovidés, les Suidés, les Simiens, les Micromammifères.

Les Bovidés augmentent quantitativement dans les dépôts sédimentaires au-dessus du membre G. Les Tragelaphinés et Reduncinés, antilopes de milieux forestiers abondantes dans les séries inférieures, sont ensuite remplacées, à partir du membre E, par des antilopes adaptées à la course en milieu ouvert (A. W. GENTRY, 1975). En ce qui concerne les Suidés, des processus de modifications morphologiques des molaires ont pu être le résultat d'un changement alimentaire; il y a eu, dans diverses lignées, passage de formes dites « browsers » broutant feuilles et graminées à des formes dites « grazers » ayant un régime exclusivement graminéen (H. B. S. COOKE, 1975). Parmi les singes fossiles, la densité des Colobinés arboricoles

Source : MNHN, Paris

décroît rapidement à partir du membre C, atteignant la valeur minimum en E (G. G. Eck, 1975). Enfin, dans le niveau B-10 (2,9 millions d'années environ) une faune de micromammifères pouvant être celle d'une « savane boisée » a été repérée. Toutefois, J. J. Jaeger & H. B. Wesselman (1975) soulignent que les chauves-souris et les prosimiens (genre *Galago*) de ce même niveau suggèrent la présence, dans le bassin de l'Omo, d'une forêt bien développée qui a pu être en connection avec les forêts d'Afrique centrale.

c) PALÉOSOLS

Les sols pédologiques les plus développés sont trouvés dans le membre B. Leur degré de développement décroît ensuite continuellement, ce qui pourrait éventuellement refléter, selon J. de Heinzelin & P. Haesaerts, une modification climatique en relation avec une réduction des précipitations locales.

7. — SYNTHÈSE PALÉONTOLOGIQUE.

De l'ensemble des données paléobotaniques, paléozoologiques et paléopédologiques ci-dessus émerge un faisceau d'arguments concordants en faveur de l'hypothèse de l'existence d'une végétation plus boisée, dans le bassin de l'Omo, aux environs de 3 millions d'années. Cette végétation serait le témoin d'un climat plus humide à cette époque qu'actuellement, en tous cas beaucoup plus humide que celui qui lui succède, aux environs de 2,2 millions d'années où de nettes tendances vers l'aridité, mises en évidence par les études palynologiques (R. Bonnefille, 1972 et 1975) semblent coïncider avec les observations déduites des analyses de la faune. D'autres études sont cependant nécessaires pour placer avec précision ces changements sur l'échelle chronologique absolue.

On constate que les données paléoxylologiques font encore défaut pour le site fossilifère intéressé et c'est sur la seule présence des noyaux d'*Antrocaryon aff. micraster* que l'on peut actuellement supposer avec beaucoup de certitude que, dans le bassin de la vallée de l'Omo, il y a 3 millions d'années, existait de la forêt dense humide, au sens actuel de ce terme physionomique, sous forme d'un massif forestier, ou d'une galerie forestière, ce dernier aspect impliquant aux alentours un paysage de mosaïque forêt (dense humide) - savane (périforestière); l'existence possible d'un couple écophylétique, comme mentionné plus haut, n'apporte guère de restriction à cette conception car, d'une part elle paraît de faible probabilité, d'autre part ces couples concernent essentiellement des paysages de mosaïque forêt-savane, ce qui pourrait être le cas.

La présence d'un massif ou d'une galerie de forêt dense humide dans la basse vallée de l'Omo il y a 3 millions d'années peut se relier à la situation actuelle des paysages de l'Afrique orientale. Il faut souligner que l'on entre ici dans le domaine des hypothèses, faute d'une connaissance précise de situations intermédiaires, échelonnées et cataloguées dans le temps, depuis ce lointain passé.

Source : MNHN, Paris

On constate en effet que des forêts relictuelles, dont la composition floristique, générique et spécifique, se rattache à celle du grand bloc forestier congo-guinéen, existent (sauf peut-être vers le Sud) autour du lac Victoria et particulièrement dans l'Ouganda occidental; c'est ce qu'indique la carte de R. W. J. KEAY (1959) et que confirment les études de plusieurs phytogéographes.

D'autres forêts relictuelles sont encore présentes, d'après ce même auteur et d'autres, sous forme de petites taches, dans les régions côtières du Kenya et de la Tanzanie; leur composition floristique révèle encore des affinités génériques, mais aussi des dissemblances spécifiques, avec le massif congo-guinéen, ainsi que le souligne R. B. FADEN (*in* E. M. LIND, M. E. S. MORRISON & A. C. HAMILTON, 1974).

L'existence, à un moment donné, d'une bande de forêt dense humide continue de l'Océan atlantique à l'Océan indien ne fait guère de doute aux yeux de beaucoup de phytogéographes. Quelles ont été les répercussions de la formation du bombement Est africain au début du Miocène il y a 25 millions d'années, et de la formation subséquente du Rift, en admettant que cette bande existe avant ce mouvement tectonique? Quelles étaient les relations géographiques, avec un éventuel bloc de forêt dense humide voisin, de la « galerie forestière » avec arbres et lianes occupant il y a 18-20 millions d'années (d'aprés W. W. BISHOP, 1971) l'angle Nort-Est du lac Victoria où ce type de végétation a été mis en évidence par les études paléobotaniques de K. I. M. CHESTERS (1957)? Celles-ci montrent en outre les rapports étroits, génériques et spécifiques, des plantes fossiles du début du Miocène avec les genres et espèces actuels. A partir de quelle époque s'est produite la rupture puis la fragmentation de cette bande, en Afrique orientale? Y a-t-il eu depuis lors des phénomènes généraux ou locaux de transgression et de régression de la forêt dense humide ou de ses îlots? A toutes ces questions les phytogéographes ne peuvent guère répondre dans l'état présent des connaissances. Il est certain que l'écologie et la distribution des espèces actuelles doit contribuer à résoudre de tels problèmes, en liaison avec la paléobotanique et d'autres disciplines lorsque celles-ci auront rassemblé suffisamment de faits échelonnés, correctement datés et répartis équitablement sur le terrain.

Nos plus sincères remerciements s'adressent à tous ceux qui ont permis la réalisation de ce travail, en particulier aux responsables F. C. HOWELL et Y. COPPENS de la Mission internationale de l'Omo, aux participants français et américains de cette Mission et aux organismes ayant financé les diverses expéditions (C.N.R.S., France; N.S.F., U.S.A.).

Source : MNHN, Paris

ANNEXE

Liste des spécimens récoltés

	Numéro de catalogue	Collecteur	Description	Photos
Formation de Shungura Unité stratigraphique A-1-1				
	P. 64-19 a	E a	fruit entier à 5 loges..	9
	P. 64-19 b	E a	½ fruit	
	P. 64-19 c	E a	fragment	
	P. 64-19 d	E a	fragment	
	P. 64-33	E a	petit fragment	
	Omo 127 72 125	Y.C.	fruit entier écrasé à 6 loges	
	Omo 127 72 126	Y.C.	½ fruit, coupe longitudinale, loge interne, probablement 5 loges	
	Omo 127 72 127	Y.C.	fruit entier à 6 loges	
	P. 64-73 a	R.B.	fruit à 6 loges	7
	73 b	R.B.	fruit à 6 loges, déformé	8
	73 c	R.B.	½ fruit	
	73 d	R.B.	fruit entier enveloppé dans la matrice gréseuse	
	73 e, f	R.B.	2 coupes transversales d'un fruit à 5 loges	10
	73 g	R.B.	½ fruit, nombre de loges indéterminable	
	73 h	R.B.	½ fruit	
	73 i	R.B.	½ fruit avec graine . .	11
	73 j	R.B.	fragment	
	73 k	R.B.	fragment, 5 loges probables	
Formation d'Usno (Brown Sands) Unité stratigraphique B-2				
	B. 494	E a	fruit entier à 6 loges, parfait état de préservation	4, 5, 6

Collecteurs : Ea = Equipe américaine; Y.C. = Yves Coppens; R.B. = Raymonde Bonnefille.

Les fruits fossiles sont actuellement entreposés au Laboratoire de Géologie du Quaternaire, C.N.R.S., Bellevue-France.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ANDREWS, P. & VAN COUVERING, A. H. — Palaeoenvironments in the East African Miocene, *in* SZALAY : Approaches to Primate Paleobiology, Contrib. Primat. **5** : 62-103 (1975).

ARAMBOURG, C. — Mission scientifique de l'Omo (1932-1933). Géologie-Anthropologie, Mus. Nat. Hist. Nat. Paris **3** : 75-405 (1947).

BISHOP, W. W. — The late Cenozoic history of East Africa in relation to Hominoid evolution, *in:* The late Cenozoic glacial ages, K. K. TUREKIAN ed^r, Yale : 392-424 (1971).

BONNEFILLE, R. — Associations polliniques actuelles et quaternaires en Éthiopie (Vallées de l'Awash et de l'Omo), Thèse, Paris VI, 513 pp. (1972).

— Palynological evidence for an important change in the vegetation of the Omo basin, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

BOURG DE BOZAS, R. DU. — D'Addis Abeba au Nil par le lac Rodolphe. La Géographie, **7** : 91-112 (1903).

BROWN, F. H. — Radiometric dating and paleomagnetic studies of Omo group deposits, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

CHESTERS, K. I. M. — The Miocene flora of Rusinga island, lake Victoria, Kenya, Palaeontographica **101** B : 30-71 (1957).

COOKE, B. S. — *Suidæ* from Pliocene/Pleistocene strata of the Rudolf basin, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

COPPENS, Y. — Évolution des Mammifères, de leurs fréquences et de leurs associations, au cours du Plio-Pléistocène, dans la basse vallée de l'Omo en Éthiopie, C. R. Acad. Sc. Paris **281** : 1571-1573 (1975).

COPPENS, Y. & HOWELL, F. C. — Vue générale des faunes mammaliennes des dépôts du groupe de l'Omo, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

COPPENS, Y. HOWELL, F. C., ISAAC, G. L. & LEAKEY, R. E. ed^rs. — Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf basin; Stratigraphy, Paleoecology and Evolution, Univ. Chicago Press (1975).

ECK, G. G. — Cercopithecoidea from Omo Group deposits, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

FERNANDES, R. B. — Estudos nas *Anacardiaceæ* africanas. VIII, O género *Antrocaryon* Pierre em Angola, Garcia de Orta, ser. Bot., **2** (2) : 107-110 (1975); Rev. Junta Investig. cientif. Ultramar, Lisboa (1975).

GENTRY, A. W. — *Bovidæ* of the Omo Group deposits, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

HAMILTON, A. C. — History of the vegetation of East Africa, *in* E. M. LIND & M. E. S. MORRISON : The vegetation of East Africa, London : 202-203 (1973).

HEINZELIN, J. DE & HAESAERTS, P. — Depositional history of the Shungura Formation, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

HLADIK, C. M. — Alimentation et activité d'un groupe de Chimpanzés réintroduits en forêt gabonaise, Terre et Vie **27** : 354 (1973).

HOWELL, F. C. & COPPENS, Y. — Inventory of remains of *Hominidæ* from Pliocene/Pleistocene Formations of the lower Omo basin, Ethiopia (1967-1972), Am. Journ. Phys. Anthrop. **40** (1) : 1-16 (1974).

JAEGER, J. J. & WESSELMAN, H. B. — Fossils remains of Micromammals from the Omo Group deposits, part II, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

KEAY, R. W. J. — Carte de la végétation de l'Afrique, A.E.T.F.A.T./U.N.E.S.C.O. (1959).

LIND, E. M. & MORRISON, M. E. S., with a contribution by HAMILTON, A. C. — East African Vegetation (1974).

SHUEY, R. T., BROWN, F. H. & CROES, M. K. — Magnetostratigraphy of the Shungura Formation, Southwestern Ethiopia: fine structure of the lower Matuyama polarity epoch., Earth and Planetary Science Letters, **23** : 249-260 (1974).

R.B. : C.N.R.S., Laboratoire de Géologie du Quaternaire,
F-92190 - MEUDON-BELLEVUE.
R.L. : C.N.R.S., Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - F-75005 - PARIS.

Source : MNHN, Paris